

Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa, Argentina)

Alfredo Eduardo Zurita^{1,*}, Ángel Ramón Miño-Boilini¹, Alfredo Armando Carlini^{2,3},
Martín Iriondo⁴ y María Alejandra Alcaraz¹

¹ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Ruta 5, Km. 2.5, Casilla de Correo 128, 3400 Corrientes, Argentina.

² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina.

³ Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl Schmid-Straße 4, CH-8006 Zürich, Switzerland.

⁴ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral, Ciudad Universitaria, 3000 Santa Fe, Argentina.

* azurita@cecoal.com.ar

RESUMEN

Los sedimentos loésicos y palustres del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (ca. 130–8 ka) de la Argentina preservan uno de los registros más completos de vertebrados (principalmente mamíferos) de América del Sur. Sin embargo, no todas las áreas con esos sedimentos han recibido la misma atención, y en particular, aquellas del centro-norte y noroeste de Argentina (29°S–21°S), fueron las menos tratadas. Aquí damos a conocer una asociación de mamíferos pleistocenos provenientes del sector central del Chaco Oriental, que constituye el registro más completo para la provincia de Formosa, Argentina. Esta fauna fue exhumada de las barrancas del río Bermejo, en cercanías a la localidad de Villa Escolar, y los sedimentos son tentativamente referidos a la Formación Fortín Tres Pozos (Pleistoceno superior). El conjunto de mamíferos reconocidos está constituido por elementos “pampeano-patagónicos”: Cingulata: *Glyptodon* sp., *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis*, *Pampatherium typum*; Phyllophaga: *Megatherium* sp.; Artiodactyla: cf. *Morenelaphus*, cf. *Hemiauchenia paradoxa*; y Notoungulata: *Toxodon* sp. La presencia de *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis* sugiere una edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), en tanto que recientes dataciones por luminiscencia estimulada ópticamente (OSL) efectuadas en sedimentos de la Formación Fortín Tres Pozos indican una edad aproximada 58,160 años AP (± 4390). Esta asociación de mamíferos (más aquellos previamente conocidos para el sur y centro del Chaco Oriental) son taxones adaptados a ambientes abiertos y relativamente fríos, lo que resulta congruente con las condiciones de depositación de los sedimentos que componen el abanico aluvial del río Bermejo. En gran parte, este conjunto faunístico sería sincrónico con el Estadio Isotópico 3 (59–28 ka) y probablemente se relacione con algunas de las fases frías y semiáridas detectadas en este lapso.

Palabras clave: loess, megafauna, sistemática, Cuaternario, Formación Fortín Tres Pozos, río Bermejo, Argentina.

ABSTRACT

The palustrine and loessic sediments of the late Pleistocene-early Holocene (ca. 130–8 ka) of Argentina contain and preserve one of the most important records of vertebrates (mainly mammals) of South America. However, except for the Pampean region of Argentina, largely studied from the middle of

the 19th century, other areas, especially those located between 29°S and 21°S are, from a palaeontological point of view, very poorly known. In this contribution an association of Pleistocene mammals is reported, coming from the center area of the Chaco Oriental, which in addition constitutes the most complete record for the Formosa province, Argentina. This association was exhumed from the cliff of the Bermejo river, near the locality of Villa Escolar, and probably corresponds to the Fortín Tres Pozos Formation (Upper Pleistocene). This ensemble of fossil mammals is represented by the following taxa: Cingulata: *Glyptodon* sp., *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis*, *Pampatherium typum*; Phyllophaga: *Megatherium* sp.; Artiodactyla: cf. *Morenelaphus*, cf. *Hemiauchenia paradoxa*; Notoungulata: *Toxodon* sp. In this context, the presence of the Glyptodontidae *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis* suggests a Lujanian age (late Pleistocene-early Holocene), while recent optically stimulated luminescence (OSL) dating in the sediments of the Fortín Tres Pozos Formation indicate an approximate age of 58,160 years BP (± 4390). This set of mammals (plus those previously published for this region) are constituted by taxa adapted to cold and arid/semiarid environmental conditions, which is consistent with the inferred conditions of the deposition of sediments that forms the alluvial fan of the Bermejo river. Much of this fauna would be synchronous with the Isotope Stage 3 (59–28 ka) and probably relates to some of the cold and arid phases detected in this period.

Key words: Quaternary, loess, megafauna, systematic, Fortín Tres Pozos Formation, Bermejo river, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los sedimentos loésicos y palustres del Pleistoceno tardío del actual territorio de la Argentina (ca. 23° S–38° S) contienen uno de los registros más completos de la fauna de vertebrados de ese lapso (Zárate, 2003). Este registro de faunas constituye una referencia para otras áreas de América del Sur, en particular las secuencias faunísticas de mamíferos exhumadas de la actual región pampeana (ver, entre otros, Ameghino, 1889; Cione y Tonni, 2005), que comprende los territorios de las provincias de Buenos Aires, la mitad oriental de Córdoba, el sur de Santa Fe, La Pampa y Entre Ríos.

Recientemente, otros autores han dado a conocer nuevas asociaciones de mamíferos pleistocenos fuera del ámbito de la región pampeana, en áreas relativamente poco conocidas y siempre en sedimentos asignables al Pleistoceno superior de Argentina (e.g., Tonni y Scillato-Yané, 1997; Chiesa et al., 1999; Zurita et al., 2004, 2007; Ferrero et al., 2007), que sin embargo siguen siendo esporádicas.

Fuera del actual territorio de la Argentina también han sido mencionadas y reconocidas otras asociaciones de mamíferos pleistocenos, al tiempo que se ha logrado mejorar su resolución estratigráfica y taxonómica, particularmente de aquellas faunas del norte y centro de Chile (Casamiquela, 1999), del extremo oeste de Uruguay (Ubilla et al., 2004), Paraguay (Carlini y Tonni, 2000; Báez-Presser et al., 2004), Bolivia (Coltorti et al., 2007) y sur de Brasil (Oliveira; 1999; Oliveira et al., 2005). Esta situación ha permitido establecer comparaciones paleofaunísticas más precisas entre distintas áreas (Tonni y Scillato-Yané, 1997; Scillato-Yané et al., 1998; Carlini et al., 2004, 2008; Zurita et al., 2004); sin embargo, es importante remarcar que en muchos casos las asociaciones faunísticas analizadas no son necesariamente sincrónicas.

Concretamente, la fauna de mamíferos del Pleistoceno

tardío de la mitad septentrional del actual territorio argentino sugiere una interesante diferenciación paleofaunística y seguramente paleoambiental, que puede sintetizarse como sigue: a) la paleofauna exhumada de la actual región mesopotámica (provincias de Entre Ríos y Corrientes) muestra la presencia de taxones de origen intertropical (e.g., Proboscidea: *Stegomastodon waringi* Holland, 1920; Carnivora: *Pteronura* Gray, 1837; Xenarthra: *Holmesina paulacoutoi* (Cartelle y Bohórquez, 1985), posiblemente atribuible a períodos interglaciales (Noriega et al., 2004; Carlini et al., 2004, 2008; Ferrero y Noriega, 2007; Noriega y Tonni, 2007), junto con otra de origen claramente “pampeano-austral” (ver Scillato-Yané et al., 1998; Carlini et al., 2004; Ferrero et al., 2007), que probablemente corresponda a lapsos fríos y áridos de períodos glaciales (Cione y Tonni, 2005); b) a diferencia de lo observado en la región mesopotámica, el área Pampeana y la región centro-norte de Argentina presentan una paleofauna predominantemente adaptada a ambientes más fríos y áridos, con una remarcable ausencia de taxones de origen brasilico (e.g., Toxodontidae: *Toxodon* Owen, 1837; Glyptodontidae: *Glyptodon* Owen, 1838; Camelinae: *Lama* Cuvier, 1800) (véase Tonni y Scillato-Yané, 1997; Esteban, 1998; Carlini et al., 2004; Zurita et al., 2004; pero ver Cione et al., 2005).

En este contexto, los aportes al conocimiento de la composición de la megafauna pleistocena del extremo norte de Argentina (29° S–21° S) son escasos. Más concretamente, la provincia de Formosa (Figura 1) es una de las más pobremente estudiadas en este aspecto, ya que sólo se conoce a partir de algunas contribuciones aisladas (Tonni y Scillato-Yané, 1997; Alcaraz y Zurita, 2004; Prevosti et al., 2005). Es destacable que de estas contribuciones, sólo la de Tonni y Scillato-Yané (1997) corresponde a una fauna de mamíferos pleistocenos, actualmente depositados en las colecciones de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (MLP), y que provienen de las barrancas del

río Pilcomayo (Juntas de Fontana) (Figura 1).

En esta contribución damos a conocer una asociación de mamíferos pleistocenos provenientes del área central del Chaco Oriental, que constituye el registro más completo que se conoce para la provincia de Formosa, exhumada de las barrancas del río Bermejo ($26^{\circ} 36' S$ y $58^{\circ} 40' O$) (Figura 1).

CONTEXTO GEOMORFOLÓGICO, GEOLÓGICO Y ESTRATIGRÁFICO

El Gran Chaco Sudamericano es una llanura interior que comprende un área de aproximadamente de 840,000 km². Esta unidad puede ser definida como una serie de grandes abanicos aluviales, generados por los grandes ríos que fluyen desde las montañas del oeste hacia los ríos Paraguay y Paraná. Estos abanicos comprenden varias unidades sedimentarias, depositadas durante diferentes épocas del Cuaternario (Iriondo, 1993). En dos momentos, Último Máximo Glacial (25–16 ka; ver Mix *et al.*, 2001; Rabassa *et al.*, 2005) y Holoceno superior (3.5–1.4 ka) existieron climas áridos en la región, provocando el desarrollo de campos de dunas y mantos de loess. Durante esas épocas, en el este de esta gran región el polvo eólico cayó sobre ambientes de pantanos y se acumuló en forma de depósitos palustres (Iriondo, 1987).

En la actualidad, y durante la mayor parte del Pleistoceno, el Gran Chaco estuvo dividido desde un punto de vista ambiental en tres grandes sistemas: a) el Chaco Occidental; b) el Chaco Oriental (de donde provienen los materiales aquí estudiados); c) la Faja Paraguay-Paraná. En este contexto, el Chaco Oriental está formado por las áreas distales de los mega-abanicos de los principales ríos (Iriondo, 1984). La acumulación sedimentaria en dichas áreas fue permanentemente de sedimentos finos en ambientes palustres. Esos grandes pantanos dominan el Chaco Oriental y están cruzados por algunas fajas fluviales de menores dimensiones. El aporte durante las épocas húmedas se produjo mediante contribuciones aluviales, y en forma de lluvias de polvo sobre los pantanos en épocas secas (Iriondo, 2007).

Este substrato palustre del Chaco Oriental ha sido descrito formalmente como Formación Fortín Tres Pozos (Iriondo, 2007). Esta unidad se encuentra ampliamente distribuida, especialmente en todo el lóbulo de derrame del río Bermejo; forma las áreas distales de los ríos Pilcomayo, Bermejo y Salado. Su espesor varía entre 15 a 25 metros, y la coloración de los sedimentos puede ser gris verdoso a marrón grisáceo en perforaciones y marrón claro en afloramientos; su granulometría es limo arcillosa, con perfil grano-decreciente. Iriondo (2007), por correlación con formaciones geológicas pampeanas adyacentes, le atribuye una edad pleistocena superior. En este sentido, recientes dataciones OSL (UIC2108BL; University of Illinois, Chicago, USA) efectuadas a aproximadamente un tercio de altura desde

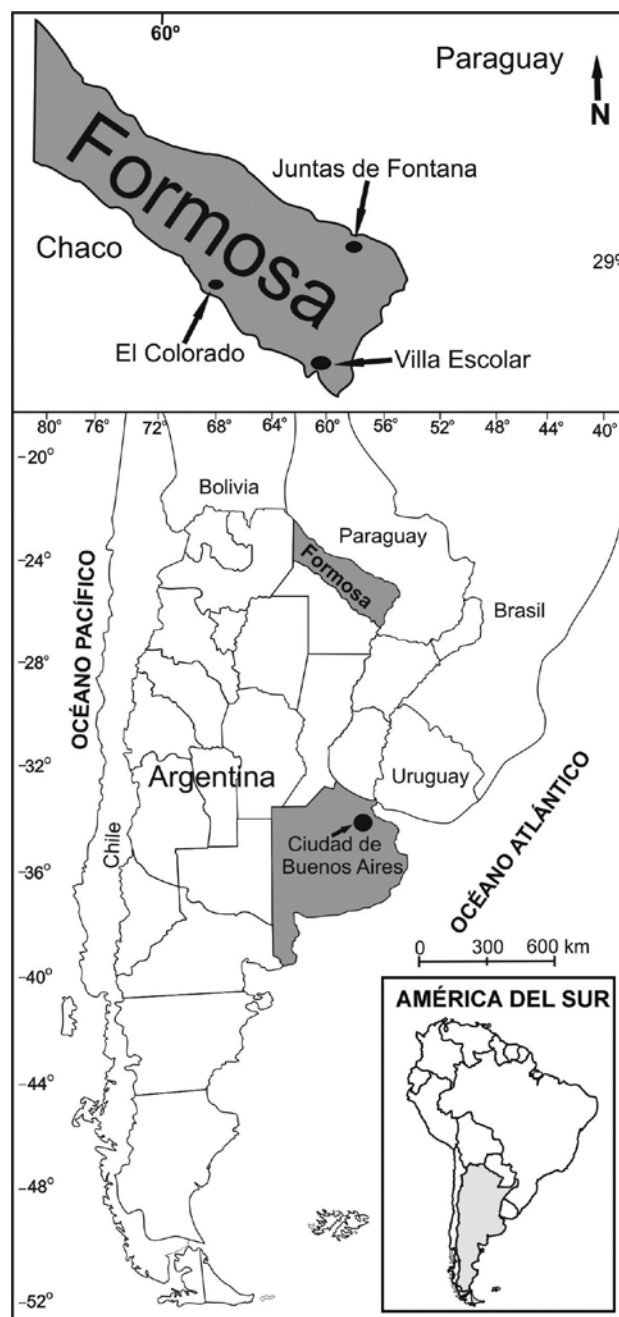


Figura 1. Ubicación de las localidades fosilíferas mencionadas en el texto.

la base de la formación sugieren una antigüedad cercana a 58,160 años AP (± 4390), lo que corresponde a la etapa inicial del Estadio Isotópico 3. Suprayace a esta unidad un depósito moderno denominado informalmente “sedimentos palustres superficiales” (Iriondo, 2007).

En este marco, los materiales aquí estudiados provienen de las barrancas del río Bermejo, en los alrededores de la localidad de Villa Escolar, provincia de Formosa ($26^{\circ} 36' S$ y $58^{\circ} 40' O$) (Figura 1). Los sedimentos portadores corresponden, como ya hemos mencionado, a los abanicos

aluviales del oeste, más precisamente al abanico aluvial del río Bermejo (Iriondo, 1987, 1995), y tentativamente se asignan a la Fm. Fortín Tres Pozos. De acuerdo con Iriondo (1987) y desde un punto de vista litológico, gran parte de los sedimentos que integran estos abanicos están constituidos por limo y arcilla, y la fracción de arena es escasa, limitada en algunas fajas.

Un análisis granulométrico efectuado en la localidad de El Colorado (27° 60' S y 59° 22' O) (Figura 1) mostró un sedimento portador rojizo de composición areno-limo-arcilloso, con los siguientes porcentajes: arena (79.30 %), limo (20.03%) y arcilla (0.58%) (Prevosti *et al.*, 2005).

Abreviaturas

MLP: División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (La Plata, Buenos Aires); PVE-F: Paleontología Villa Escolar, Formosa; OSL, *Optically Stimulated Luminescence* (luminiscencia estimulada ópticamente); ca., circa; ka, kiloaños; UIC, University of Illinois, Chicago, USA. El material estudiado se encuentra depositado en la División Paleontología Villa Escolar, Formosa, Argentina.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden Xenarthra Cope, 1889

Orden Cingulata Illiger, 1811

Superfamilia Glyptodontoidea Gray, 1869

Subfamilia Hoplophorinae Huxley, 1864

Tribu Hoplophorini Huxley, 1864

Género *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957

Neosclerocalyptus cf. *N. paskoensis* (Zurita, 2002)

Figura 2a-c

Material referido. Fragmentos de osteodermos correspondientes a la región de la escotadura caudal de la coraza dorsal y otros restos indeterminados (PVE-F 1); numerosos fragmentos de coraza dorsal, algunos restos muy deteriorados de la cintura pélvica y otras piezas indeterminadas (PVE-F 3); tubo caudal completo y restos muy fragmentarios de osteodermos de la coraza dorsal (PVE-F 8); 13 osteodermos asociados de la región antero-lateral de la coraza dorsal (PVE-F 12); osteodermos de la coraza dorsal y de los anillos caudales (PVE-F 20); extremo distal de un tubo caudal en mal estado de preservación y un osteodermo de la coraza dorsal (PVE-F 17).

Discusión. *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957 (= *Sclerocalyptus* Ameghino, 1891) es uno de los Glyptodontidae más frecuente en el registro fósil del extremo sur de América del Sur (Zurita *et al.*, 2005). El registro estratigráfico del género se extiende con certeza desde el Ensenadense temprano-medio ("Toscas" del Río de La Plata;

ca. 1.07–0.98 Ma; Soibelzon *et al.*, 2008) hasta el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) (Zurita, 2007). En el Piso Lujanense se ha registrado hasta el momento la presencia de una sola especie, *Neosclerocalyptus paskoensis*, caracterizada fundamentalmente por la extraordinaria neumatización y expansión lateral de los senos fronto-nasales y la ampliación de la cámara nasal, una tendencia que comienza a hacerse visible con *N. pseudornatus* (Ameghino, 1889) (ca. 1.07–0.98 Ma). *Neosclerocalyptus paskoensis* es una especie que podría ser interpretada como adaptada a los ambientes fríos y áridos o semiáridos del Pleistoceno tardío, abundante en la región pampeana y Centro-Norte de Argentina, pero muy escaso en la región mesopotámica (Zurita *et al.*, 2005; Carlini *et al.*, 2008). Dentro del actual territorio de Argentina, su distribución geográfica coincide con la sedimentación loésica (ver Bidegain *et al.*, 2007). En el material aquí presentado, los osteodermos de la coraza dorsal se caracterizan por la presencia de una figura central rodeada de una hilera de figuritas periféricas, conformando un claro patrón de ornamentación en "roseta", mientras que la sección transversal del surco anular y de los surcos radiales es parabólica; a su vez, el tubo caudal muestra una ornamentación muy similar a la observada en la coraza dorsal; presenta un contorno cilíndrico-cónico, algo aplastado en sentido dorso-ventral y disminuye su diámetro en sentido distal, en donde existen dos grandes figuras dorso-laterales terminales (ver Zurita *et al.*, 2007); este conjunto de caracteres es propio de *N. paskoensis*. Sin embargo, la naturaleza fragmentaria del material no permite una inequívoca asignación específica.

Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869

Género *Glyptodon* Owen, 1838

Glyptodon sp.

FiguraS 2d, 2e

Material referido. Porción de coraza correspondiente a la escotadura caudal compuesta de 16 osteodermos (PVE-F 2); fragmentos de molariformes (PVE-F 7); tres osteodermos de la coraza dorsal (PVE-F 10); osteodermos de la coraza dorsal y de la escotadura caudal de un individuo juvenil (PVE-F 11).

Discusión. Junto con *Neosclerocalyptus*, *Glyptodon* es uno de los géneros de registro más frecuente, y es el de mayor distribución latitudinal entre los Glyptodontidae. Hasta el momento, su registro más austral se halla en la localidad de Fitz Roy, provincia de Santa Cruz (Tauber y Palacios, 2006), hasta, probablemente, Venezuela (Rincón *et al.*, 2008). De acuerdo a Fidalgo y Tonni (1983), Carlini y Scillato-Yané (1999) y Fariña (1996), *Glyptodon* podría haber evolucionado más específicamente en ambientes abiertos de sabanas. En este mismo sentido, recientes análisis del aparato hiodeo de *Glyptodon* (Pérez *et al.*, 2000) junto con la remarcable hipsodoncia de estos Cingulata sugiere una dieta esencialmente pastadora. Desde una perspectiva biocronológica, los

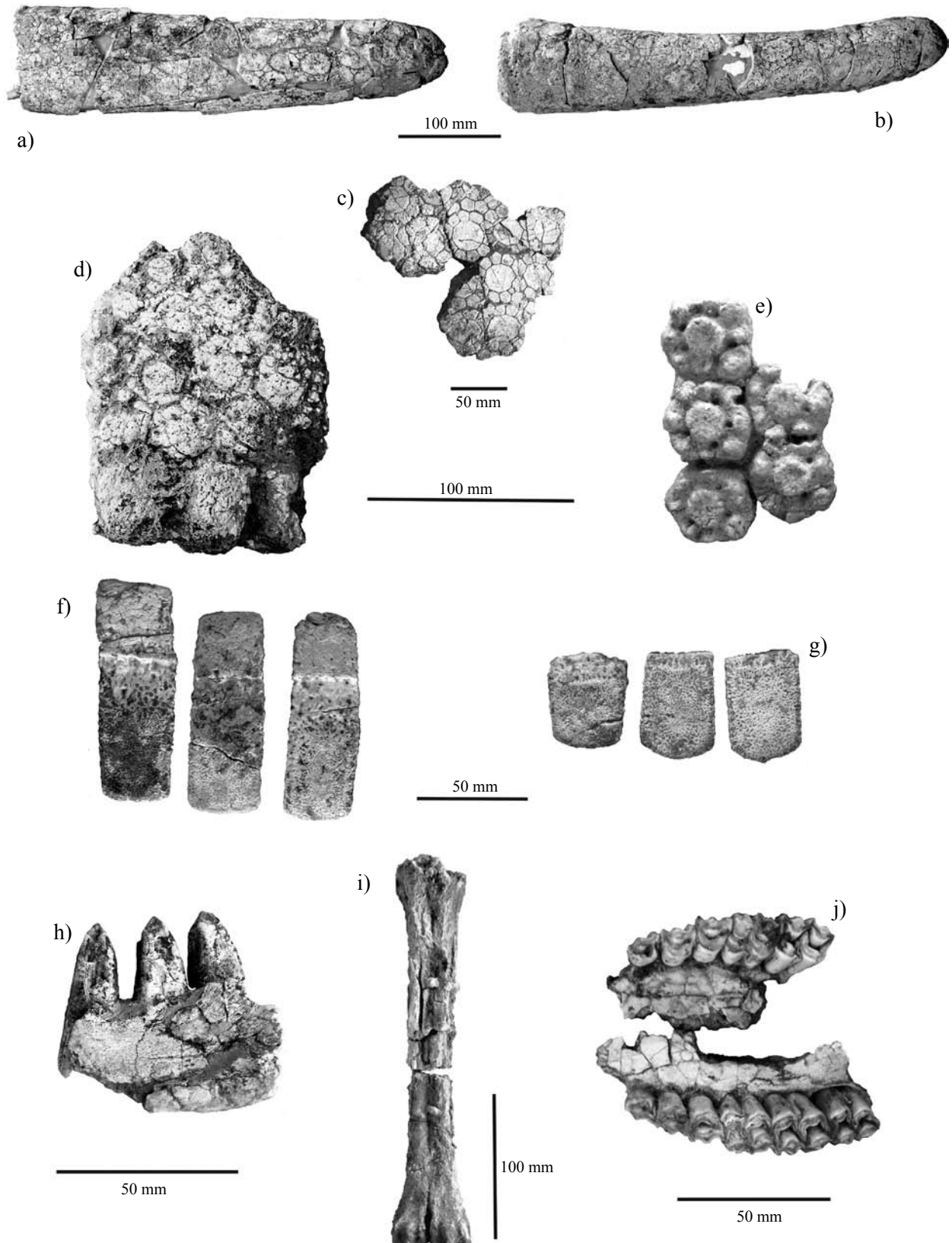


Figura 2. *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis*, a: tubo caudal en vista dorsal; b: en vista lateral izquierda (PVE-F 8); c: osteodermos de la coraza dorsal (PVE-F 3). *Glyptodon* sp., d: porción de coraza dorsal correspondiente a la escotadura caudal (PVE-F 2); e: cinco osteodermos de la región lateral de la coraza dorsal de un ejemplar juvenil (PVE-F 19). *Pampatherium typum*, f: tres osteodermos móviles de la coraza dorsal (PVE-F 13); g: tres osteodermos fijos (PVE-F 13). *Megatherium* sp., h: fragmento de mandíbula con tres molariformes (PVE-F 9). cf. *Hemiachenia paradoxa*, i: metatarso derecho (PVE-F 21). cf. *Morenelaphus*, j: maxilar derecho e izquierdo con serie dentaria completa (PVE-F 26).

primeros registros de este género corresponden a *G. munizi* Ameghino, 1881, proveniente del Piso Ensenadense de las localidades de las “Toscas” del Río de La Plata y Mar del Plata, provincia de Buenos Aires (Soibelzon *et al.*, 2006). Aunque no existen revisiones sistemáticas modernas, se ha citado la existencia de cuatro especies propias del Pleistoceno superior: *G. clavipes* Owen, 1839 *G. reticulatus* Owen, 1845, *G. elongatus* Burmeister, 1866 y *G. perforatus* Ameghino, 1882 (ver Ameghino, 1889; Carlini y Scillato-Yané, 1999). Cabe destacar, sin embargo, que la mayoría de ellas están mal caracterizadas (Soibelzon *et al.*, 2006). En este ejemplar, la superficie expuesta de cada osteodermo muestra una ornamentación en “roseta”, pero a diferencia de lo observado en los Glyptodontidae Hoplophorini, los Glyptodontinae se caracterizan porque tanto el surco anular como los surcos radiales, amplios, son de sección en “U”, con el fondo del surco cercanamente plano; además, los osteodermos poseen un gran espesor y su superficie dorsal es rugosa y claramente punteada (ver Ameghino, 1889; Soibelzon *et al.*, 2006).

Familia Pampatheriidae Paula Couto, 1980
Género *Pampatherium* Ameghino, 1891

***Pampatherium* sp.**

Material referido. Osteodermos en estado fragmentario y restos de huesos sin identificar (PVE-F 14); 1 osteodermo (PVE-F 18).

***Pampatherium typum* Gervais y Ameghino, 1880**
Figuras 2f, 2g

Material referido. Osteodermos móviles y fijos de los escudos de la coraza dorsal, fragmento de costilla, extremo distal y proximal del húmero izquierdo y extremo distal del húmero derecho (PVE-F 5); numerosos osteodermos móviles y fijos de los escudos de la coraza dorsal y fragmentos de una costilla (PVE-F 13).

Discusión. Para el Pleistoceno se han reconocido dos géneros de Pampatheriidae, *Holmesina* Simpson, 1930 y *Pampatherium* Ameghino, 1875, de amplia distribución latitudinal, ya que sus registros se extienden desde el sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina) hasta México y Estados Unidos (Edmund, 1996; Scillato-Yané *et al.*, 2005; Mead *et al.*, 2007). Al igual que los gliptodontes, los pampaterios han sido interpretados como formas básicamente herbívoras (Winge, 1941). Más en detalle, estudios cráneo-mandibulares y dentarios sugieren que, además de una diferenciación morfológica, también existió una clara diferenciación ecológica entre ambos taxones. *Pampatherium* parece haber sido un género adaptado básicamente a consumir vegetación más abrasiva (propia de climas áridos y fríos), en tanto que *Holmesina* podría haber estado mejor adaptada a ambientes más húmedos y cálidos (De Iuliis *et al.*, 2000; Scillato-Yané *et al.*, 2005).

Sin embargo, en Argentina, *P. typum* ha sido registrado asociado tanto a fauna de origen intertropical (Tapiridae y Procyonidae) en el Ensenadense de las “Toscas” del Río de La Plata, como a aquella propia del Último Máximo Glacial (ca. 25–16 ka; Mix *et al.*, 2001; Rabassa *et al.*, 2005). En Argentina, esta especie se distribuye en las provincias de Corrientes, Formosa y Buenos Aires (Edmund, 1996; Scillato-Yané *et al.*, 2005), mientras que fuera del territorio argentino se registra en depósitos pleistocenos de Bolivia (Hoffstetter, 1963, 1968; Edmund, 1996), Brasil (Paula Couto, 1980), Paraguay (Edmund, 1996; Carlini y Tonni, 2000) y Uruguay (Edmund, 1996). Desde una perspectiva morfológica, *P. typum* es el más pequeño y grácil de los Cingulata Pampatheriidae de América del Sur. La superficie expuesta de cada osteodermo es muy uniforme, y la zona central es plana y carente de una figura central. Estos caracteres permiten sin dudas su asignación a la especie *P. typum* (ver Scillato-Yané *et al.*, 2005).

Suborden Phyllophaga Owen, 1842
Familia Megatheriidae Owen, 1842
Subfamilia Megatheriinae Owen, 1842
Género *Megatherium* Cuvier, 1796

***Megatherium* sp.**

Figura 2h

Material referido. Fragmento de mandíbula con tres molariformes de un individuo juvenil (PVE-F 9).

Discusión. Según Carlini *et al.* (2002) y Brandoni y Scillato-Yané (2007), los Megatheriinae pleistocenos están bien conocidos y descritos (pero ver Pujos y Salas, 2004). Hasta el momento, se han reconocido dos géneros pleistocenos de Megatheriinae, *Eremotherium* Spillman, 1948 y *Megatherium* Cuvier, 1796, adaptados a ambientes diferentes y de distribución alopátrida (Cartelle y De Iuliis, 1995). Desde un punto geográfico, este último taxón es registrado en Argentina, Bolivia, Chile, Perú, Paraguay y Uruguay (Hoffstetter, 1978; Carlini y Scillato-Yané, 1999; Casamiquela, 1999; Ubilla *et al.*, 2004; Pujos, 2006). En *Megatherium*, los molariformes se caracterizan por su forma en columna prismática cuadrangular (ver Ameghino, 1889), morfología aquí observada.

Orden Notoungulata Roth, 1903
Familia Toxodontidae Gervais, 1847
Género *Toxodon* Owen, 1837

***Toxodon* sp.**

Material referido. Dos fragmentos de una hemimandíbula izquierda en mal estado de preservación, con el m1, m2 y parte del m3 (PVE-F 16).

Discusión. El género *Toxodon* Owen, 1837 incluye grandes ungulados nativos extintos de América del Sur. Los ha-

Ilazgos asignados a *Toxodon* son frecuentes en sedimentos del Bonaerense-Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano) de Argentina y Uruguay (Bond, 1999), aunque también han sido hallados en el norte de Venezuela (Bond, 1999), Paraguay (Hoffstetter, 1978; Carlini y Tonni, 2000), Brasil y Bolivia (Paula Couto, 1979). Recientemente, Pérez García (2004) llevó a cabo una revisión taxonómica del género, concluyendo que sólo existe una especie en el Pleistoceno de Argentina y de Uruguay, *T. platensis* Owen, 1837. En este sentido, otra especie mencionada por Bond (1999) para el Bonaerense (Pleistoceno medio) es *T. gracilis* Gervais y Ameghino, 1880; sin embargo, Miño-Boilini *et al.* (2006) indican que el estatus de esta especie permanece aún incierto, por cuanto se conocen pocos restos y estos provienen de un ámbito paleozoogeográfico particular, como lo es la región mesopotámica (ver Miño Boilini *et al.*, 2006; Carlini *et al.*, 2008). Desde una perspectiva ecológica, *Toxodon* ha sido relacionado con ambientes abiertos, cercanos a cuerpos de agua, asignándole hábitos pastadores (Ubilla, 1985; Bond, 1999).

En *Toxodon*, como en el ejemplar aquí descrito, los molariformes inferiores carecen de esmalte en las aristas anterior y posterior; el surco externo de cada molariforme es profundo y el lóbulo es corto y ancho, mientras que el posterior es alargado, con la cara externa relativamente aplanada (ver Miño-Boilini *et al.*, 2006).

Orden Artiodactyla Owen, 1848
Suborden Tylopoda, Illiger, 1811
Familia Camelidae, Gray, 1821
Subfamilia Camelinae Zittel, 1893
Tribu Lamini Webb, 1974
Género *Hemiauchenia* Gervais y Ameghino, 1880

cf. *Hemiauchenia paradoxa* Gervais y Ameghino, 1880

Figura 2i

Material referido. Metatarso derecho completo (PVE-F 21).

Discusión. Entre los camélidos sudamericanos, el género de mayor distribución geográfica y también el más antiguo corresponde a *Hemiauchenia* Gervais y Ameghino, 1880. Este género cuenta en América del sur con una sola especie, *H. paradoxa* Gervais y Ameghino, 1880, cuyo primer registro en la Argentina proviene de las "Toscas" del Río de La Plata (ca. 1.07–0.98 Ma) Ensenadense (Pleistoceno temprano) (Menegaz, 2000). Esta única especie extiende su biocrón hasta el Holoceno temprano en la región pampeana de Argentina. En líneas generales, *H. paradoxa* se caracteriza por su gran tamaño corporal, cráneo dolicognato y miembros elongados. Se trata de una forma netamente corredora, adaptada a ambientes abiertos de pastizales y hábitos tróficos herbívoros especialmente pastadores (Menegaz y Ortiz Jaureguizar, 1995). Sin embargo, estudios más recientes, por el contrario, adjudican a este taxón un hábito más

bien ramoneador debido a su gran tamaño (Feranec, 2003). La asignación de este material a esta especie se debe principalmente a su tamaño, ya que sus dimensiones se ajustan al rango conocido para el género, considerado una de las formas gigantes de la familia (Menegaz, 2000).

Suborden Ruminantia Scopoli, 1777
Superfamilia Cervoidea Simpson, 1931
Familia Cervidae Gray, 1821
Subfamilia Odocoileinae Pocock, 1923
Género *Morenelaphus* Carette, 1922

cf. *Morenelaphus* Carette, 1922

Figura 2j

Material referido. Maxilar derecho e izquierdo con serie dentaria completa y el atlas (PVE-F 26).

Discusión. Dentro del género *Morenelaphus* Carette, 1922 se reconocen dos especies: *M. brachyceros* Gervais y Ameghino, 1880 y *M. lujanensis* (Ameghino, 1888), reconocidas sobre la base de la morfología de las astas, principal elemento diagnóstico en la sistemática de los ciervos fósiles (Kraglievich, 1932; Bagnalasta, 1980). La primera de estas especies está restringida al Bonaerense (Pleistoceno medio), y la segunda tiene un biocrón Bonaerense -Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano) (Menegaz, 2000). Registros del género son muy frecuentes en sedimentos pleistocenos de la región pampeana, pero además, tienen una amplia distribución hacia el norte de Argentina. En consecuencia, existen registros de su presencia en las provincias de Chaco (Zurita *et al.*, 2004), Formosa (Tonni y Scillato-Yané, 1997), Corrientes (Alcaraz y Carlini, 2003) y Entre Ríos (Ferrero, 2006). Fuera del territorio argentino, las citas de *Morenelaphus* en sedimentos del Pleistoceno, corresponden a las de Brasil en Rio Grande Do Sul (Cunha-Souza y Magalhães, 1981); Uruguay en la Fm. Sopas (Ubilla, 1985 y 1996) y Paraguay (Carlini y Tonni, 2000). En cuanto a sus hábitos tróficos Menegaz y Ortiz Jaureguizar (1995) atribuyen a los integrantes de la familia Cervidae en general, incluyendo los géneros fósiles, una dieta herbívora, especialmente ramoneadora. El material referido fue determinado como cf. *Morenelaphus* debido al tamaño de los dientes y a la sección cuadrangular que presentan sus molares. Como lo expone Menegaz (2000) para los dientes de la mandíbula, son semejantes en tamaño a los de *Blastocerus dichotomus* Illiger, 1811, pero la sección de los molares es ligeramente cuadrangular y levemente elongada en sentido antero-posterior

DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

La megafauna pleistocena del norte de Argentina (29°S–21°S) (Figura 1), exceptuando aquella de la región mesopotámica proveniente del extremo este de las provincias de Entre Ríos y Corrientes, es conocida básicamente

por algunas contribuciones aisladas (Powell, 1998; Ortiz y Pardiñas, 2001; Zurita et al.; 2004; Reguero et al., 2007).

En este marco, para la provincia de Formosa casi no existen publicaciones vinculadas a megafauna pleistocena. De modo informal, se conocen numerosos reportes asignables a estos mamíferos desde hace más de 50 años, aunque la mayoría de ellos sin un adecuado control geográfico y estratigráfico, ya que en general son de índole periodística.

Hasta el momento, la única contribución de una asociación de mamíferos referibles al Pleistoceno tardío corresponde a la de Tonni y Scillato-Yané (1997), proveniente de la margen derecha del río Pilcomayo (aprox. 25°S y 58°10'O) (Figura 1), compuesta por elementos típicamente “pampeanos-australes” propios de la región pampeana y claros indicadores de ambientes abiertos de pastizales o sabanas de clima árido (Tonni et al., 1999; Cione et al., 2003; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Actualmente estos materiales se encuentran depositados en la División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (MLP). Según se describió, los mamíferos reconocidos entonces fueron: *Xenarthra* (*Neosclerocalyptus*, *Panochthus* Burmeister, 1866, *Glyptodon* Owen, 1838, *Glossotherium* Owen, 1839); *Notoungulata* (*Toxodon*); *Litopterna* (*Macrauchenia* cf. *patachonica* Owen, 1838); *Artiodactyla* (*Morenelaphus*). De igual modo, Alcaraz y Zurita (2004) han reportado la presencia del Cervidae *Antifer* Ameghino, 1888 (25°08'S–58°14'O), en tanto que Prevosti et al. (2005) han dado a conocer el hallazgo del Canidae *Protocyon* cf. *P. troglodytes* (Lund, 1838) (27°60'S–59°22'O) en localidades cercanas al área en estudio (Figura 1).

El conjunto de mamíferos aquí estudiado está compuesto por taxones propios de la región pampeana durante los ciclos glaciales, sin elementos de exclusiva procedencia intertropical. Muchos de ellos se caracterizan por una muy amplia distribución latitudinal durante el Pleistoceno más tardío, especialmente en las áreas subandinas y oeste de América del Sur (e.g., *Glyptodon*, *Pampatherium typum*) (Marshall et al., 1984; Webb, 1991; Scillato-Yané et al., 2005; Carlini et al., 2008).

La presencia del Glyptodontidae *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis* sugiere una antigüedad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) para el conjunto en estudio (Zurita, 2007), que asimismo resulta congruente con la edad estimada para los sedimentos loésicos y palustres que componen el abanico aluvial del río Bermejo, datadas por OSL en torno a los 58 ka.

Teniendo en cuenta su composición taxonómica, la fauna pleistocena aquí presentada más aquella ya publicada (ver Tonni y Scillato-Yané, 1997; Alcaraz y Zurita, 2004; Prevosti et al., 2005), muestra un claro predominio de formas adaptadas a ambientes abiertos con climas áridos o semiárido (e.g., *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis*; ver Zurita, 2007; *Megatherium*; ver De Iuliis et al., 2000; Bargo et al., 2006; cf. *H. paradoxa*; ver Feranec, 2003) junto con otros que parecen haber tenido una mayor tolerancia

ecológica (e.g., *Protocyon* cf. *P. troglodytes*; ver Cartelle y Langguth, 1999; *P. typum*; ver De Iuliis et al., 2000; *M. patachonica*; ver Bond, 1999; Carlini y Tonni, 2000; *Toxodon*; ver MacFadden, 2000). Eventualmente, la presencia de cérvidos (*Morenelaphus* y *Antifer*) sugiere la existencia de ciertas áreas de vegetación arbórea y/o arbustiva (Menegaz y Ortiz Jaureguizar, 1995).

En suma, el panorama paleoambiental que puede inferirse a partir del estudio de la megafauna de los sectores sur y centro del Chaco Oriental provincia de Formosa, la provincia de Chaco, el norte de la provincia de Santa Fe (Zurita et al., 2004) y la mayor parte del actual territorio de Paraguay (Hoffstetter, 1978; Carlini y Tonni, 2000) es congruente con las condiciones predominantemente áridas y frías bajo las cuales se habrían depositados los sedimentos loésicos de carácter secundario que componen en abanico aluvial del río Bermejo, en parte correlacionables con el Estadio Isotópico 3 (ca. 59–28 ka) y el Estadio Isotópico 2 (ca. 28–10 ka) (Iriondo, 1999).

En este contexto, las edades absolutas disponibles para la Formación Fortín Tres Pozos (ca. 58 ka) sugieren que, al menos gran parte de su depositación es asignable al Estadio Isotópico 3. Este lapso, aunque complejo (Kröhling e Iriondo, 1999), estuvo caracterizado por una alternancia de climas relativamente húmedos y tropicales con otros periodos más áridos o semiáridos y fríos (Iriondo, 1999).

En este escenario, la fauna de mamíferos aquí analizada, y compuesta por elementos de origen “pampeano”, resulta congruente con el predominio de ambientes abiertos de pastizales y clima árido o semiárido.

Estos procesos de aridización se habrían acentuado durante el Estadio Isotópico 2, especialmente durante el Último Máximo Glacial (25–16 ka; Iriondo, 1999), momento en el que las temperaturas parecen haber sido de 2 °C a 6 °C más bajas que las imperantes en la actualidad (Tonni et al., 1999). Coincidente con el Último Máximo Glacial, diversos autores han inferido, a base de la distribución de arenas y loess, que las condiciones imperantes actualmente en la Patagonia de Argentina podrían haberse extendido unos 750 km al noroeste (Iriondo y García, 1993).

CONCLUSIONES

a) La asociación de mamíferos pleistocenos aquí presentada (de origen “pampeano-patagónico”) constituye el registro más completo para la provincia de Formosa (Argentina), y está compuesta por: *Cingulata*: *Glyptodon* sp., *Neosclerocalyptus* cf. *N. paskoensis*, *Pampatherium typum*; *Phyllophaga*, *Megatherium* sp.; *Artiodactyla*: cf. *Morenelaphus*, cf. *Hemiauchenia paradoxa*; y *Notoungulata*: *Toxodon* sp.

b) Desde un punto de vista cronológico, la presencia de *Neosclerocalyptus* cf. *paskoensis* sugiere una edad asignable al Piso Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), que resulta congruente con las edades obtenidas

para la unidad portadora (Fm. Fortín Tres Pozos; ca. 58,160 ± 4390 años AP.

c) Este conjunto de mamíferos (más aquellos previamente conocidos para el sur y centro del Chaco Oriental) permiten inferir la presencia de ambientes abiertos y relativamente fríos, lo que resulta congruente con las condiciones de depositación de los sedimentos que componen el abanico aluvial del río Bermejo, en parte correlacionables con el Estadio Isotópico 3 (ca. 59–28 ka).

d) Por último, esta paleofauna resulta, desde un punto de vista taxonómico, más afín a aquella registrada en el Pleistoceno tardío de la región pampeana que a la conocida para la región mesopotámica de Argentina, en donde se observa una “mezcla” de taxones típicamente pampeanos con otros de origen brasilico, indicadores de ambientes más húmedos y cálidos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su gran agradecimiento al personal del Museo de Paleontología de Villa Escolar (Formosa) por habernos permitido el acceso a los materiales aquí presentados. A los Sres. Juan y José Friedrich por invitarnos a estudiar estos materiales. Este agradecimiento se hace extensivo al Lic. L. Pomi (Museo de La Plata) por el acceso a las colecciones a su cargo. En este sentido, los autores desean dejar constancia de su agradecimiento a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y a un revisor anónimo por las sugerencias efectuadas. Este trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos PI 068/05 (Universidad Nacional del Nordeste) y FCNYM N 514 (Universidad Nacional de La Plata).

REFERENCIAS

- Alcaraz, M.A., Carlini, A.A., 2003, Los cérvidos (Mammalia, Artiodactyla) de las Formaciones Toropí y Yupóí (Pleistoceno medio-tardío) de la provincia de Corrientes, Argentina (en línea): Corrientes, Universidad Nacional del Nordeste, Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, <<http://www.unne.edu.ar/investigacion/comunicaciones.php>>.
- Alcaraz, M.A., Zurita, A.E., 2004, Nuevos registros de cérvidos poco conocidos: *Epieuryceros cf. proximus* Castellanos y *Antifer* sp. (Mammalia, Artiodactyla, Cervidae): Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 6(1), 41-48.
- Ameghino, F., 1875, Nouveaux débris de l'homme et de son industrie mêlés à des ossements d'animaux quaternaires recueillis auprès de Mercedes (République Argentine): Journal de Zoologie, 4, 527-528.
- Ameghino, F., 1881, La antigüedad del hombre en el Plata: París, G. Masson; Buenos Aires, Igon Hermanos, Tomo 2, 557 p.
- Ameghino, F., 1882, Catálogo de las colecciones de Antropología prehistórica y paleontología de Florentino Ameghino, Partido de Mercedes, en Catálogo de la Sección de la Provincia de Buenos Aires (República Argentina): Buenos Aires, Exposición Continental Sudamericana, Anexo A, 35-42.
- Ameghino, F., 1888, Rápidas diagnosis de mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina: Buenos Aires, Obras Completas, 5, 471-480.
- Ameghino, F., 1889, Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina: Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, 6, 1-1027.
- Ameghino, F., 1891, Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones: Revista Argentina de Historia Natural, 1(4), 240-259.
- Báez Presser, J.L., Buonghermini, E., Fillipi, V.O., Fernández Crossa, V., Báez Almada, A.B., Zarza Lima, P.R., Oporto Migone, O., 2004, Algunos antecedentes paleontológicos del Paraguay: Boletín Museo Nacional Historia Natural Paraguay, 15(1-2), 95-110.
- Bagnalasta, M.B., 1980, Algunas consideraciones sobre la validez del género *Epieuryceros* Ameghino, 1889, en II Congreso Argentino Paleontología. y I Congreso Latinoamericano Paleontología, 1978: Buenos Aires, Actas 3, 183-192.
- Bargo, M.S., De Iuliis, G., Vizcaíno, S.F., 2006, Hypsodonty in Pleistocene ground sloths: Acta Paleontologica Polonica, 51(1), 53-61.
- Bidegain, J.C., Van Velzen, A.J., Rico, Y., 2007, The Brunhes/Matuyama boundary and magnetic parameters related to climatic changes in Quaternary sediments of Argentina: Journal of South American Earth Sciences, 23, 17-29.
- Bond, M., 1999, Quaternary native ungulates of southern South America: A synthesis en Tonni, E.P., Cione A.L. (eds.), Quaternary Vertebrate Palaeontology in Southern South America: Rotterdam, Holanda, A.A. Balkema, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula (Rabassa, J., Salemme, M., eds.), 12, 177-205.
- Brandoni, D., Scillato-Yané, G.J., 2007, Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos: Ameghiniana, 44(2), 427-434.
- Burmeister, H., 1866, Einige Bemerkungen über die im Museum zu Buenos Aires befindlichen Glyptodonarten: Zeitschrift für die Gesamten Naturwissenschaften, 28, 138-142.
- Carette, E., 1922, Cérvidos actuales y fósiles de Sud América. Revisión de las formas extinguidas pampeanas: Revista del Museo de La Plata, 26, 393-472.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., 1999, Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina en Tonni, E.P., Cione A.L. (eds.), Quaternary Vertebrate Palaeontology in Southern South America: Rotterdam, Holanda, A.A. Balkema, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula (Rabassa, J., Salemme, M., eds.), 12, 149-175.
- Carlini, A.A., Tonni, E.P., 2000, Mamíferos Fósiles del Paraguay: Buenos Aires, Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, Proyecto Sistema Ambiental del Chaco, Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental, 108 p.
- Carlini, A.A., Brandoni, D., Scillato-Yané, G.J., Pujos, F., 2002., Una nueva especie de megaterino (Xenarthra, Megatheriidae) del Mioceno Tardío-Plioceno de Catamarca, Argentina: Ameghiniana, 39(3), 367-377.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Gasparini, G.M., Noriega, J.I., 2004, Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquéllos del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, como con los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes, en Aceñolaza, F.G. (ed.), Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino: Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea 12, 83-90.
- Carlini, A.A., Zurita, A.E., Miño Boilini, A.R., 2008, Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región mesopotámica (Argentina): Revista del Instituto Superior de Correlación Geología, Miscelánea 17, 259-270.
- Cartelle, C., Bohorquez, G.A., 1985, *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae): Revista Brasileira de Zoologia, 2(4), 229-254.
- Cartelle, C., De Iuliis, G., 1995, *Eremotherium laurillardii*: the panamerican Late Pleistocene Megatheriid Sloth: Journal of Vertebrate Paleontology, 15(4), 830-841.
- Cartelle, C., Langguth, A., 1999, *Protocyron troglodytes* (Lund): um canídeo intertropical extinto: Anais de Academia Brasileira de Ciências, 71(3), 371-384.
- Casamiquela, R., 1999, The Pleistocene vertebrate record of Chile, en Tonni,

- E.P. Cione A.L. (eds.), Quaternary Vertebrate Palaeontology in Southern South America: Rotterdam, Holanda, A.A. Balkema, Quaternary of South America and Antarctic Peninsula (Rabassa, J., Salemme, M., eds.), 12, 91-107.
- Chiesa, J.O., Strasser, E.N., Tognelli, G.C., Prado, J.L., Kaufman, C., 1999, El registro de mamíferos cuaternarios de la Región Interserrana de San Luis, Argentina: Boletín del Instituto Tecnológico Geominero de España, 26, 207-211.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2005, Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina, en XVI Congreso Geológico Argentino: La Plata, Argentina, Relatorio, 183-200.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Soibelzon, L.H., 2003, The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America: Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 5(1), 1-19.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Dondas A., 2005, A mastodont (Mammalia, Gomphotheriidae) from the Argentinean continental shelf: Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte, 10, 614-630.
- Coltorti, M., Abbazzi, L., Ferretti, M.P., Iacumin, P., Paredes Ríos, F., Pellegrini, M., Pieruccini, P., Rustioni, M., Tito, G., Rook, L., 2007, Last Glacial mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia): Naturwissenschaften, 94, 288-299.
- Cope, E.D., 1889, The Edentata of North America: American Naturalist, 23, 657-664.
- Cuvier, G., 1796, Notice sur le squelette d' une tres grande espèce de quadrupède inconnue jusq' á présent, trouvé au Paraguay, et déposé au Cabinet d' Histoire Naturelle de Madrid: Paris, Magazin Encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts, 2-3(1), 303-310.
- Cuvier, G., 1800, Leçons d'anatomie comparée: Paris, Baudouin.
- Cunha De Souza, L.F., Magalhães, R.M., 1981, Cervídeos pleistocénicos de Santa Victoria do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil, en II Congreso Latino-Americano de Paleontología: Porto Alegre, Anais, 795- 803.
- De Iuliis, G., Bargo, M.S., Vizcaino, S.F., 2000, Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant Armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematic and distribution: Journal of Vertebrate Paleontology, 20(4), 743-754.
- Edmund, A.F., 1996, A review of the Pleistocene giant Armadillos (Mammalia, Xenarthra, Pampatheriidae), en Stewart, K.M., Seymour, K.L. (eds.), Palaeontology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the Career of C.S. (Rufus) Churcher: Toronto, University of Toronto Press, 300-321.
- Esteban, G., 1998, Paleontología de vertebrados y edades mamíferos, en Gianfransisco, M., Puchulu, M.E., Durango de Cabrera, J., Aceñolaza, G.F. (eds.), Geología de Tucumán: Tucumán, Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, Publicación Especial, 105-109.
- Fariña, R.A., 1996, Limb bone strength and habits in large glyptodonts: Lethaia, 28(3), 189-330.
- Feranec, R.S., 2003, Stable isotopes, hypsodonty, and the palaeodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae): a morphological specialization creating ecological generalization: Paleobiology, 29(2), 230-242.
- Ferrero, B.S. 2006, Avances en el conocimiento de la diversidad de artiodáctilos en el Pleistoceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina: Ameghiniana, 43(4), 38R.
- Ferrero, B.S., Noriega, J.I., 2007, A new upper Pleistocene tapir from Argentina: remarks on the phylogenetics and diversification of neotropical Tapiridae: Journal of Vertebrate Paleontology, 27(2), 504-511.
- Ferrero, B.S., Brandoni, D., Noriega, J.I., Carlini, A.A., 2007, Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina: Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 9(2), 109-117.
- Fidalgo, F., Tonni, E.P., 1983, Geología y paleontología de los sedimentos encauzados del Pleistoceno tardío y Holoceno en Punta Hermengo y Arroyo Las Brusquitas (Partido de General Alvarado y General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires): Ameghiniana, 20(3-4), 281-296.
- Gervais, H., 1847, Observations sur les mammifères fossiles du midi de la France: Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, 3, 203-224.
- Gervais, H., Ameghino, F., 1880, Los mamíferos fósiles de la América del Sur: París y Buenos Aires, F. Savy e Igon Hermanos, 225 pp.
- Gray, J.E., 1821, On the natural arrangement of vertebrate animals: London Medical Repository, Monthly Journal and Review, 15(1), 296-310.
- Gray, J.E., 1837, Description of some new or little known Mammalia, principally in the British Museum Collection: Magazine of Natural History, 1, 577-587.
- Gray, J.E., 1869, Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum: London, British Museum (Natural History), vii+398 p.
- Hoffstetter, R., 1963, La faune Pléistocène de Tarija (Bolivia). Nota préliminaire: Bulletin du Muséum d' Histoire Naturelle, 2(35), 194-203.
- Hoffstetter, R., 1968, Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco Bolivien: Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturelle, 40(4), 823-836.
- Hoffstetter, R., 1978, Une faune de 120 Mammifères pléistocènes au Paraguay: Comptes Rendus Sommaires des Séances de la Société Géologique de France, 1, 32-33.
- Holland, W., 1920, Fossil mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia Brazil, by Gerald A. Waring: Annals of the Carnegie Museum, 13(1-2), 224-232.
- Huxley, T.H., 1864, On the osteology of the genus *Glyptodon*: Proceedings of the Royal Society of London, 13, 108.
- Illiger, C., 1811, Prodrum systematis mammalium et avium; additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica: Berlin, C. Salfeld, 301 p.
- Iriondo, M.H., 1984, The Quaternary of North-Eastern Argentina, en Rabassa, J., (ed.), Quaternary of South America and Antarctic Peninsula: Rotterdam, Holanda, A.A. Balkema, 2, 51-79.
- Iriondo, M.H., 1987, Geomorfología y cuaternario de la Provincia de Santa Fe (Argentina): D'Orbignyana, 4, 1-54.
- Iriondo, M.H., 1993, Geomorphology and late Quaternary of the Chaco (South America): Geomorphology, 7, 289-303.
- Iriondo, M.H. 1995, El Cuaternario del Chaco, en Argollo, J., Mourguiat, Ph. (eds.), Climas Cuaternarios en América del Sur: Marsella, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement et Coopération, 344 pp.
- Iriondo, M.H., 1999, Climatic changes in the South American plains: record of a continent-scale oscillation: Quaternary International, 57/58, 93-112.
- Iriondo, M.H., 2007, El Chaco Santafesino – Neógeno y Geomorfología: Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino, Comunicación, 13, 1-38.
- Iriondo, M., García, N.O., 1993, Climatic variations in the Argentine plains during the last 18.000 years: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 101, 209-220.
- Kraglievich, J., 1932, Contribución al conocimiento de los ciervos fósiles del Uruguay: Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo, 2(3), 355-438.
- Kröhling, D.M., Iriondo, M., 1999, Upper Quaternary of the Mar Chiquita area, North Pampa, Argentina: Quaternary International, 57/58, 149-163.
- Lund, P.W., 1838, Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidote Jordomvaeltning: Förste Afhandling: Indledning, 8, 27-60.
- MacFadden, B., 2000, Diet and habit of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the Late Quaternary of South and Central-America: Quaternary Research, 64, 113-124.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, R., Bombin, M., Mones, A., 1984, Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America: Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire, 1-76.
- Mead, J.I., Swift, S.L., White, R.S., McDonald, H.G., Báez, A., 2007,

- Late Pleistocene (Rancholabrean) Glyptodont and Pampatheres (Xenarthra, Cingulata) from Sonora, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(3), 439-449.
- Menegaz, A.N., 2000, Los Camélidos y Cérvidos del Cuaternario del sector Bonaerense de la región pampeana: La Plata, Argentina, Universidad Nacional de La Plata Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Tesis doctoral, 206 pp.
- Menegaz, A. N., Ortiz Jaureguizar, E., 1995, Los Artiodáctilos, *en* Alberdi, M.T., Leone, G., Tonni, E.P. (eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*: Madrid, España, Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías, 12, 311-337.
- Miño Boilini, A.R., Cerdeño, E., Bond, M., 2006, Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata, Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe: *Revista Española de Paleontología*, 21(2), 93-103.
- Mix, A.C., Bard, E., Schneider, R., 2001, Environmental process of the ice age land, oceans, glaciers (EPILOG): *Quaternary Science Review*, 20, 627-657.
- Noriega, J.I., Tonni, E.P., 2007, *Geronogyps reliquus* Campbell (Ciconniformes: Vulturidae) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Entre Ríos y su significado ambiental: *Ameghiniana*, 44(1), 245-250.
- Noriega, J.I., Carlini, A.A., Tonni, E.P., 2004, Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina): Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea 12, 71-76.
- Oliveira, E.V., 1999, Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil, *en* Tonni, E.P., Cione A.L. (eds.), *Quaternary Vertebrate Palaeontology in Southern South America*: Rotterdam, Holanda, A.A. Balkema, *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* (Rabassa, J., Salemme, M., eds.), 12, 61-73.
- Oliveira, E.V., Prevosti, F.J., Pereira, J. 2005, *Protocyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul and their paleoecological significance: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 215-220.
- Ortiz Jaureguizar, E., Cladera, G.A., 2006, Paleoenvironmental evolution of Southern South America during the Cenozoic: *Journal of Arid Environments*, 66, 498-532.
- Ortiz, P.E., Pardiñas, U.F.J., 2001, Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) del Pleistoceno tardío del valle de Tafí (Tucumán, Argentina): taxonomía, tafonomía y reconstrucción paleoambiental: *Ameghiniana*, 38(1), 3-26.
- Owen, R., 1837, A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referable by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea: *Geological Society of London, Proceedings*, 2, 541-542.
- Owen, R., 1838, Fossil Mammalia, *en* Darwin, C. (ed.), *The Zoology of the voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitzroy, during the years 1832-1836*: Londres, Smith Elder and Co., 40 pp., 7 láminas.
- Owen, R., 1839, Note on the Glyptodon, *en* Parish, W. (ed.), *Buenos Aires and the Provinces of the Rio de La Plata*: Londres, John Murray, 1-178.
- Owen, R., 1842, Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myiodon robustus*, Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the Megatherioids quadrupeds in general: Londres, R and J. Taylor, 176 pp.
- Owen, R., 1845, Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves: *Museum of the Royal College of Surgeons of London*, 391 pp.
- Owen, R., 1848, The archetype and homologies of the vertebrate skeleton: Londres, Van Voorst, 203 pp.
- Paula Couto, C., de 1957, Sôbre um gliptodonte do Brasil: *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia*, 165, 1-37.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*: Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Paula Couto, C. de., 1980, Um tatu gigante do Pleistoceno de Santa Catarina: *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52(3), 527-531.
- Pérez García, M.I., 2004, Ontogenia en toxodontinos toxodontidos avanzados, con base en el género *Toxodon* Owen, 1837: Montevideo, Uruguay, Universidad de la República, Tesis de Maestría en Biología, 319 pp.
- Pérez, L.M., Scillato-Yané, G.J., Vizcaíno, S.F., 2000, Estudio morfofuncional del aparato hiodeo de *Glyptodon cf. clavipes* (Cingulata: Glyptodontidae): *Ameghiniana*, 37(3), 293-299.
- Pocock, R.I., 1923, On the external characters of Elaphurus, Hydropotes, Pudu, and other Cervidae: *Proceedings of the Zoological Society of London*, 181-207.
- Powell, J.E., 1998, Los vertebrados fósiles, *en* Gianfransisco, M., Puchulu, M.E., Durango de Cabrera, J., Aceñolaza, G.F., (eds.), *Geología de Tucumán: Tucumán, Argentina, Colegio de Graduados de Ciencias Geológicas de Tucumán, Publicación Especial*, 227-240.
- Prevosti, F.J., Zurita A.E., Carlini, A.A., 2005, Biostratigraphy, systematics and palaeoecology of the species of *Protocyon* Gibel, 1855 (Carnivora, Canidae) in South America: *Journal of South American Earth Sciences*, 20(1-2), 5-12.
- Pujos, F. 2006, *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of megatheriines: *Palaeontology*, 49, 285-306.
- Pujos, F., Salas, R., 2004, A new species of *Megatherium* (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae) from the Pleistocene of Sacaco and Tres Ventanas, Perú: *Palaeontology*, 47(3), 579-604.
- Rabassa, J., Coronato, A.M., Salemme, M., 2005, Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina): *Journal of South American Earth Sciences*, 20(1-2), 81-103.
- Reguero, M.A., Candela, A.M., Alonso, R.N., 2007, Biochronology and biostratigraphy of the Uquia Formation (Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange: *Journal of South American Earth Sciences*, 23, 1-16.
- Rincón, A.D., Richard, S.W., McDonald, H.G., 2008, Late Pleistocene Cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte tar pits, Sierra de Perijá, Western Venezuela: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1), 97-207.
- Roth, S., 1903, Lon unglados sudamericanos: *Anales del Museo de La Plata (Sección Paleontología)*, 5, 1-36.
- Scopoli, G.A., 1777, *Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, caracteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae*: Praga, Apud Wolfgangum Gerle, [viii] + 506 + [34] pp.
- Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., Carlini, A.A., Noriega J.I., 1998, Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y Paleozoogeográficos, *en* VI Congreso Latinoamericano de Geología y X Congreso Nacional de Geología Económica, Actas, 1, 263-268.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Tonni, E.P. Noriega, J.I., 2005, Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America: *Journal of South American Earth Sciences*, 20, 131-138.
- Simpson, G.G., 1930, *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo of Florida: *American Museum Novitates*, 442, 1-10.
- Simpson, G.G., 1931, A new classification of mammals: *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59, 259-293.
- Soibelzon, E., Zurita, A.E., Carlini, A.A., 2006, *Glyptodon munizi* Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescipción y anatomía: *Ameghiniana*, 43(2), 377-384.
- Soibelzon, E., Tonni, E.P. Bidegain, J.C., 2008, Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) en la ciudad de Buenos Aires: *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63(3), 421-429.
- Spillman, F., 1948, Beiträge zur Kenntnis eines neuen gravigraten Reisensteppentieres (*Eremotherium carolinensis* gen et sp. nov.),

- seines Lebensraumes und seiner Lebensweise: *Palaeobiologica*, 8(3), 231-279.
- Tauber, A., Palacios, M.E., 2006, Nuevos registros de mamíferos cuaternarios de gran porte en la provincia de Santa Cruz, República Argentina: *Ameghiniana*, 44(4), 41R.
- Tonni, E.P., Scillato-Yané, G.J., 1997, Una nueva localidad con mamíferos pleistocenos en el Norte de la Argentina. Aspectos paleozoogeográficos, en VI Congreso da Associação Brasileira de Estudos do Quaternário e Reunião sobre o Quaternário da América do Sul, Curitiba, Brasil, Anais, 345-348.
- Tonni, E.P., Cione, A.L., Figini, A.J., 1999, Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147, 257-281.
- Ubilla, M., 1985, Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Formación Sopas (Pleistoceno Superior) del Uruguay: *Ameghiniana*, 22(3-4), 185-196.
- Ubilla, M., 1996, Paleozoología del Cuaternario continental de la cuenca norte del Uruguay: Biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales: Montevideo, Universidad de la República Uruguay, Tesis doctoral, 232 pp.
- Ubilla, M., 2004, Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America: *Proceedings of the Geologists' Association*, 115, 347-357.
- Ubilla, M., Perea, D., Aguilar, C.G., Lorenzo, N., 2004, Late Pleistocene vertebrate from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction: *Quaternary International*, 114, 129-142.
- Webb, S.D., 1974, Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Lamini, en Webb, S.D. (ed.), *Pleistocene Mammals of Florida*: University of Florida Press, 170-213.
- Webb, S.D., 1991, Ecogeography and the Great American Interchange: *Paleobiology*, 17(3), 266-280.
- Winge, H., 1941, Edentates (Edentata), en Jensen, A.S, Spärck, R., Volsoe, H. (eds.), *The Interrelationships of the Mammalian Genera*: Copenhagen, Reitzels Forlag, 319-341.
- Zárate, M.A., 2003, Loess of southern South America: *Quaternary Science Reviews*, 22, 1987-2006.
- Zittel, K.A., 1893, *Handbuch der Paläontologie*, I. Palaeozoologie, 4. Vertebrata (Mammalia): Munich, R. Oldenbourg, 799 pp.
- Zurita, A.E., 2002, Nuevo gliptodonte (Mammalia, Glyptodontidae) del Cuaternario de la provincia de Chaco, Argentina: *Ameghiniana*, 39(2), 175-182.
- Zurita, A.E., 2007, Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardio-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental: La Plata, Universidad Nacional de La Plata, Tesis doctoral, 367 pp.
- Zurita, A.E., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Tonni, E.P., 2004, Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquellos del este de la región pampeana y de Chile: *Revista Geológica de Chile*, 31(1), 65-89.
- Zurita, A.E., Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., 2005, Palaeozoogeographic, biostratigraphic and systematic aspects of the genus *Sclerocalyptus* Ameghino 1891 (Xenarthra, Glyptodontidae) of Argentina: *Journal of South American Earth Sciences*, 20, 120-129.
- Zurita, A.E., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Alcaraz, A., Miño-Boilini, A.R., 2007, Mamíferos pleistocenos del oeste de la región Pampeana, Argentina: *Revista Española de Paleontología*, 22(1), 77-87.

Manuscrito recibido: Junio 6, 2008

Manuscrito corregido recibido: Noviembre 18, 2008

Manuscrito aceptado: Noviembre 30, 2008